Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Zur physiologischen Anatomie der Epidermis und des Durchlüftungsapparates der Bromeliaceen

von

K. Linsbauer.

Aus dem botanischen Institut der Universität Czernowitz.

(Mit 3 Tafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 16. März 1911.)

Eine gelegentliche Untersuchung der Stomata einiger Bromeliaceen ließ einen so eigenartigen Bautypus ihres gesamten Durchlüftungsapparates erkennen, daß ein spezielles Studium dieser Verhältnisse vom anatomisch-physiologischen Gesichtspunkte als Ergänzung der bereits mehrfach vorliegenden Untersuchungen dankenswert erschien.

Zur Untersuchung stand mir, abgesehen von dem Bromeliaceensortiment des hiesigen botanischen Gartens, ein ziemlich reichliches Alkoholmaterial zur Verfügung, welches dem Wiener pflanzenphysiologischen Institut, den Gewächshäusern des botanischen Gartens in Wien, des k. k. Hofgartens Schönbrunn und der k. k. Gartenbaugesellschaft in Wien, dem botanischen Garten in München und insbesonders in Leyden entstammte. Den Vorständen und Direktoren der genannten Institute und botanischen Gärten, welche mich durch freigebige Überlassung von Untersuchungsmaterial in entgegenkommendster Weise unterstützten, sage ich auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Ich untersuchte Vertreter nachstehender Gattungen:[1]

Bromeliaceae:

Billbergiinae: *Bromelia, Karatas, Nidularium* (inklusive *Aregelia*), *Greigia*, *Cryptanthus*, *Disteganthus*, *Ochagavia*, *Ananas*, *Billbergia*, *Quesnelia*.

Aechmeinae: *Portea*, *Aechmea*, *Ortgiesia*, *Pothuava*, *Lamprococcus*, *Chevaliera*, *Hohenbergia*, *Echinostachys*, *Macrochordium*, *Canistrum*.

Pitcairnieae: *Pitcairnia*.

Puyeae: *Puya (Pourretia)*, *Encholirion*, *Dyckia*, *Hechtia*.

Tillandsieae: *Carraguata*, *Massangea*, *Schlumbergeria*, *Guzmannia*, *Tillandsia*, *Vriesea*, *Catopsis*.

Eine vergleichend-anatomische Untersuchung (deren Durchführung ich veranlaßte) lag keineswegs im Plane der vorliegenden Arbeit; ich werde mich daher in der Folge stets auf die Anführung einzelner spezieller Beispiele beschränken.

Da zum Verständnisse des Spaltöffnungsapparates auch die Kenntnis des Hautgewebes erforderlich ist, will ich in Kürze die Schilderung ihres Baues voranschicken, wobei einige neue oder wenig bekannte Details in den Vordergrund der Darstellung gerückt werden sollen.

Das Hautgewebe der Bromeliaceen.

Unsere Kenntnis der Bromeliaceenepidermis beruht, von gelegentlichen Angaben bei Krocker, Mohl und Wiegand abgesehen, hauptsächlich auf den Untersuchungen von Pfitzer, Westermaier und Schimper. Die vergleichend-anatomischen Untersuchungen von Cedervall und die nicht minder verdienstlichen physiologisch-anatomischen Studien P. Richter's haben in dieser Richtung nichts wesentlich Neues gebracht.

---

[1] Anordnung nach Wittmack in Engler und Prantl, Pflanzenfam. II., 4. Die Nomenklatur der Arten erfolgt tunlichst im Anschluß an die Mez'sche (II) Monographie.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die Epidermis ist bekanntlich durch eine eigenartige Verdickungsweise charakterisiert, indem die inneren Verdickungsschichten die Außenwand an Mächtigkeit zu übertreffen pflegen; der Grad der Verdickung ist natürlich nach Art und ihren Standortsverhältnissen wechselnd (P. Richter). Der Epidermis schließt sich zumeist ein hypodermales Gewebe an, das in zwei funktionell verschiedene Gewebe differenziert ist. Während die periphere Lage durch eine starke Verdickung sich als mechanisch wirksam dokumentiert — Hypoderm im engeren Sinne [1] — sind die inneren oft (namentlich oberseits) außerordentlich mächtigen und aus zahlreichen Schichten aufgebauten Lagen als Wassergewebe ausgebildet, das wie ein geschlossener Mantel das ganze Mesophyll umhüllt.

In Ergänzung des Bekannten möchte ich nachstehend einige Beobachtungen mitteilen, soweit ihnen höheres Interesse zukommt.

Was zunächst die Form der Epidermiszellen betrifft, so erscheinen sie zumeist, namentlich über den »Nerven«, in der Achse des Blattes gestreckt; die Schmalwände sind quer oder schräg gestellt, so daß bisweilen ein ausgesprochen prosenchymatischer Anschluß der Zellen zustande kommt. In anderen Fällen treten beide Typen regellos nebeneinander auf oder es ist die prosenchymatische Form auf die Epidermiszellen des Blattrandes beschränkt (z. B. *Bromelia fastuosa* Ldl.). Durch Verkürzung der Zellen in axialer Richtung erscheint der Umriß bisweilen quadratisch bis rautenförmig (*Aregelia concentrica* Mez,[2] *Areg. Binoti* Mez, *Canistrum aurantiacum* Morr.). Nicht selten trifft man Oberhautzellen von gleichfalls isodiametrischer Form und infolge tiefbuchtiger Wellen sternförmigem Umriß (*Bromelia maculata* Hort., *Aechmea Ortgiesii* Bak., *Hohenbergia angusta* Mez.); seltener, namentlich bei mächtiger Dickenentwicklung der Seitenwände, erscheint das Lumen klein, fast kreisförmig oder elliptisch (*Ananas*, *Billbergia*

[1] Haberlandt, I, p. 114, rechnet natürlich vom physiologischen Standpunkte diese Lage zur Epidermis, das Wassergewebe hingegen zum Speichergewebe. Entwicklungsgeschichtlich sind jedoch beide hypodermalen Ursprungs (cf. Pfitzer, p. 47).

[2] = *Karatas acanthocrater* Bak., Taf. I, Fig. 2.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

vittata Brgn.). Zur Blattachse quer gestellte Epidermiszellen, welche für Bromeliaceen gelegentlich angegeben werden, habe ich bei den zahlreichen von mir untersuchten Arten niemals angetroffen.

Die Seitenwände der Epidermiszellen sind nach den vorliegenden Literaturangaben bald gewellt, bald gerade. Tatsächlich findet man alle Übergänge zwischen deutlich gewellten, relativ dünnwandigen Membranen (z. B. Oberseite von *Canistrum Lindeni* Mez,[1] *Aechmea bracteata* Mez,[2] *Aechmea Pinneliana* Bak.[3]), dickeren Wänden mit kaum angedeuteten Buchten (Taf. I, Fig. 1, 2) und völlig ungewellte Zellen mit meist überaus dicken Seitenwänden (Fig. 5). Die Beziehung zwischen Membrandicke und dem Grad der Wellung ist unverkennbar, insbesondere, wenn beide Typen nebeneinander auftreten. Man findet in solchen Fällen (*Cryptanthus*-Arten) ungemein stark verdickte, gerade Querwände und relativ dünnwandige, dafür aber gewellte Längswände in jeder Zelle. Bisweilen kann die Membrandicke den Lumendurchmesser übertreffen, wie es für *Ananas*-Arten typisch ist, eine bei Epidermiszellen jedenfalls seltene Erscheinung.

Diese Membranverdickungen kommen in einer sehr eigenartigen Weise zustande; der Verdickungsmodus macht auch das Fehlen der Wellung gerade bei den stark verdickten Membranen verständlich. Bei den dünnwandigen, allseits gewellten Oberhautzellen folgen die sekundären Verdickungsschichten genau dem Verlauf der Mittellamellen. Die dickeren Membranen zeigen ein anderes Verhalten; infolge der ungleichmäßigen Dicke der aufgelagerten Verdickungsschichten werden die ursprünglichen Falten ausgeglichen, so daß die primäre Wellung nur mehr durch stumpfe, ungleiche Buchten angedeutet oder auch völlig verloren gegangen ist. Die anfängliche Wellung ist dann nur mehr an dem geschlängelten Verlauf der Mittellamelle erkennbar (Fig. 1, 2). Unterscheidet sich diese infolge ihres Lichtbrechungsvermögens nicht von den übrigen Membran-

---

[1] = *Nidularium Lindeni* Rgl.

[2] = *Aechmea Barlei* Bak.

[3] = *Echinostachys Pinneliana* Brgn.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

schichten, so deutet im ausgebildeten Zustand nichts mehr auf eine ursprüngliche Wellung hin (*Aregelia Binoti* Mez, *Nidularium striatum* Bak. u. v. a.; siehe auch Fig. 5 und 9). Es gelingt aber leicht, auch in diesen Fällen die Mittellamelle sichtbar zu machen; sie erscheint dann ohne Ausnahme gewellt. Oft genügt hierzu eine kurze Einwirkung von Chlorzinkjod, Salzsäure oder einem geeigneten Tinktionsmittel. Noch besser führt jedoch konzentrierte H_2SO_4 oder Chromschwefelsäure zum Ziele, welche die oft gallertig aussehenden Verdickungsschichten in kürzester Zeit auflösen, während die gewellte Mittellamelle dank ihrer bedeutenden Resistenz gegen chemische Agentien lange erhalten bleibt (Fig. 6 und 9).

Selbst im extremsten Falle, bei *Ananas*-Epidermen, tritt bei dieser Behandlung vorübergehend die schönste Membranwellung zutage. Daß es sich dabei nicht um Kunstprodukte, etwa eine Membrankontraktion als Folge der Präparation handelt, erhellt unter anderem aus den nicht seltenen Fällen, wo an den Schnitträndern durch bloßes mechanisches Zerreißen die Zellen der Epidermis aus dem gegenseitigen Verbande weichen. Die Loslösung erfolgt dann oft genau nach der Mittellamelle, deren Wellung nunmehr im isolierten Zustand deutlich hervortritt (*Billbergia nutans* Wendl., Fig. 7). Der gegenseitige Verband ist trotz der Verzahnung ein auffallend geringer, wovon man sich bei künstlich zerrissenen Schnitten leicht überzeugen kann.

Eine besondere Erwähnung verdienen auch die Fälle, wo die bereits angelegten Verdickungsschichten augenscheinlich sekundär miteinander verschmelzen, eine Erscheinung, die in Zusammenhang mit den eigenartigen chemischen und wohl auch physikalischen Eigenschaften der Bromeliaceenepidermis steht. Besonders schön wurde dieser Fall beobachtet bei *Cryptanthus Beuckeri* Morr. (Fig. 8) und *Billbergia thyrsoidea* Rgl. (Fig. 10), wo alle Übergänge von deutlicher Wellung bis zu mächtigen, anscheinend ungewellten Membranen auftreten. Man erkennt, wie hier zunächst enge Falten an der Basis miteinander verschmelzen, so daß stellenweise die Seitenwände wie perforiert erscheinen (Fig. 10). Ist die Verschmelzung eine vollständige, so weist natürlich nichts auf die ursprüngliche Membranfaltung

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

hin. Oft ist diese Erscheinung nur auf die Querwände beschränkt (*Cryptanthus Beuckeri* Morr.).

Zu dieser eigentümlichen Ausbildung der Seitenwände gesellt sich als weiteres Charakteristikum der Bromeliaceenoberhaut die bekannte Erscheinung, daß die Außenwand wesentlich schwächer als die Innenwand verdickt erscheint, eine Tatsache, die in der ganzen Bromeliaceenliteratur immer wieder betont wird. Ohne Ausnahme ist dieses Verhalten jedoch nicht (cf. Mez, II, p. LIII). In vereinzelten Fällen fand ich gleichfalls die Außenwand kaum schwächer oder sogar stärker verdickt als die Innenwand. Dies ist bei Arten mit hohen Epidermiszellen der Fall, welche sich auch durch den Besitz dünner, gewellter Seitenwände dem normalen Typus der Oberhautzellen nähern. Zweifellos besteht ein Konnex zwischen der Dicke der Außenwand mit der Ausbildung des (mechanischen) Hypoderms. Fehlt dieses, so fällt seine Funktion ausschließlich der Epidermis zu, was in der zunehmenden Dicke der Außenwand zum Ausdruck kommt.

Besonders schön beobachtete ich diese Korrelation zwischen beiden Gewebearten bei *Bromelia fastuosa* Ldl. Über den Schwammparenchymstreifen, die von Gefäßbündeln flankiert werden, fehlt das typische Wassergewebe, die Zellen des (mechanischen) Hypoderms werden dünnwandiger, die Epidermiszellen gewinnen hingegen an Höhe und nähern sich auch insofern den normalen Epidermiszellen, als ihre Außenwände an relativer Mächtigkeit zunehmen. Zwischen je zwei Schwammparenchymstreifen bildet sich hingegen, dem Verlauf der Gefäßbündel folgend, ein mächtiges Wassergewebe aus, dessen blasebalgartiges Spiel hier keine störenden Zerrungen verursacht, da durch die Gefäßbündel mit ihren Bastbelegen einerseits, das mechanische Hypoderm andrerseits das entsprechende Widerlager gegeben ist; die mechanische Funktion der Epidermis ist damit auf das Hypoderm, die Wasserspeicherung auf das Wassergewebe übergegangen. Die Oberhautzellen nehmen, zweier wichtiger Funktionen entledigt, an diesen Stellen die für die Bromeliaceen so charakteristische Gestalt und Verdickungsweise an. Ich führe diesen Fall besonders an, weil hier die korrelative Ausbildung der

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

genannten Gewebe vom biologischen Standpunkt wohl verständlich erscheint, während in anderen Fällen die gegenseitigen Beziehungen keineswegs immer so klar zutage treten.

Sehen wir von den oben genannten Ausnahmsfällen ab, so ist vielfach die Außenwand so dünn, daß sie von der Cuticula an Mächtigkeit erreicht, ja selbst übertroffen werden kann (*Aregelia Binoti* Mez). Cutinisierte Membranschichten fehlen überhaupt gänzlich.

Es sei hier noch auf eine ganz eigenartige Cuticularzeichnung aufmerksam gemacht, welche sich bei *Nidularium Innocentii* Lem. findet. Am Flächenschnitt scheinen zahlreiche Poren die Seitenwände zu durchsetzen (Fig. 3); bei genauerer Betrachtung erkennt man jedoch sofort, daß es sich hierbei nicht um Porenorgane handeln kann; zarte Streife ziehen vielmehr über die longitudinal verlaufenden Zellwände hinweg. Es sind feine Wellungen der Cuticula, wie man am besten nach Einwirkung von konzentrierter H_2SO_4 oder noch schöner an einem Kollodiumabdruck der unversehrten Membranen beobachten kann. Ein Fragment eines solchen Präparates ist in Fig. 4 dargestellt.

Nicht minder auffällig sind die Innenwände der Bromeliaceenepidermis beschaffen. Sie sind bekanntlich ungemein kräftig ausgebildet und bilden mit den gleichfalls stark verdickten Außenwänden des Hypoderms einen mächtigen Membrankomplex. Verfolgt man mit Hilfe geeigneter Tinktionsmittel den Verlauf der trennenden Mittellamelle, so beobachtet man sehr häufig (z. B. bei *Quesnelia roseo-marginata* Carr., *Bromelia maculata* Hort., *Aregelia concentrica* Mez, *Cryptanthus bivittatus* Rgl. u. a.), insbesondere oberseits eine förmliche Verkeilung der Epidermiselemente zwischen die Zellen des Hypoderms, wodurch ein selten inniger Kontakt beider Schichtenkomplexe zustande kommt, der auch eine Ablösung der Oberhaut vom subepidermalen Gewebe verhindert (Fig. 12). Diese zapfenförmige Verbindung läßt sich am besten durch Mazeration zur Darstellung bringen, welche im vorliegenden Falle am leichtesten gelingt, wenn man Schnitte durch das Gewebe auf dem Objektträger wenige Minuten in Glyzerin

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

kocht,[1] wobei sich die Oberhaut als Ganzes freiwillig oder mit leichter Nachhilfe vom Hypoderm ablöst (Fig. 11). Es liegt hier ein Seitenstück zu dem Falle von Verzahnung der Epidermis mit dem hypodermalen Gewebe vor, welchen Fr. v. Höhnel für die Spelzen verschiedener Gramineen nachwies.[2]

Was den Chemismus der Epidermismembranen betrifft, so kann ich dem Bekannten nichts wesentlich Neues hinzufügen. Die Oberhautzellen geben, wie aus den Untersuchungen von Krasser, Fischer und Sp. Moore[3] bekannt, im allgemeinen keine Zellulosereaktion; ich konstatierte eine solche nur häufiger in der innersten Wandlamelle der oberseitigen Blattepidermis. Rutheniumrot, das die Flügel der Trichomschuppen, wie Mez (I) fand, intensiv tingiert, färbt gerade die Epidermiszellen nicht oder schwach, während diese durch das Millon'sche Reagenz intensiv gerötet werden.

Bei der Fülle von Eigentümlichkeiten, welche die Bromeliaceenepidermen aufweisen, muß wohl auch die normale Funktion in wesentlicher Weise modifiziert sein, doch ist man in dieser Hinsicht zumeist auf bloße Vermutungen angewiesen, da eine experimentelle Behandlung zumeist auf allzugroße Schwierigkeiten stößt.

Sicher ist, daß die Epidermis in typischen Fällen mit Rücksicht auf die Zartheit ihrer Außenwand als Schutzorgan nicht wesentlich in Betracht kommt. Die mechanische Partialfunktion der normalen Oberhaut ist hier auf das Hypoderm (genauer gesagt auf den von diesem und der Innenwand der Epidermis gebildeten Membrankomplex) übergegangen. Die Funktion der Wasserspeicherung wird naturgemäß vom spezifischen Wassergewebe übernommen.[1] Die Epidermis ist zur bloßen Trägerin der Cuticula geworden und hat demnach in erster Linie die Funktion des Transpirationsschutzes beibehalten. Die drei Hauptfunktionen der Oberhaut sind

---

[1] Die Mazeration beruht offenbar auf der Lösung des Pektins (Wisselingh).

[2] Vgl. auch Haberlandt (I, p. 105).

[3] Literatur über diesen Gegenstand bei Fr. Czapek (Biochemie, I, 1905, p. 558).

[1] Vgl. auch Haberlandt (I, p. 114).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

auf drei verschiedenartige Gewebe verteilt, eine Arbeitsteilung, wie sie in gleicher Vollkommenheit anderweitig kaum vorkommen dürfte. Jede mechanische Bedeutung möchte ich jedoch der Oberhaut auch im vorliegenden Falle nicht absprechen. Westermaier hat schon betont, daß eine Festigung der »äußersten Membran« unter anderem erzielt werden könne »durch ein auf dieselbe befestigtes (d. h. an sie angewachsenes) Netzwerk von Leisten. Dieser Forderung entspricht die oft zu beobachtende Ansatzweise der Radialwände der Epidermiszellen an die Außenwand; sie setzen nämlich vielfach mit breiterer Basis an« (p. 74). Einen im Prinzip ähnlichen Fall finden wir auch bei den Bromeliaceen. Die antiklinen Wände der Epidermiszellen bilden ein zusammenhängendes System von Leisten, welches dem Hypoderm augelagert ist und daher dessen mechanische Wirksamkeit (Biegungsfestigkeit) zu erhöhen geeignet erscheint, umsomehr als diese Leisten mit breitem Grunde aufsitzen. In unserem Falle ist es eben nicht die Außenwand der Epidermis, sondern in erster Linie das Hypoderm, welches mechanisch in Anspruch genommen wird.

Die Verkeilung der Epidermis und zum Teil auch die abnorme Mächtigkeit ihrer Seiten- und Innenwände dürfte jedoch nur mit Rücksicht auf die Gesamtstruktur des Blattes gewürdigt werden können. Es scheint mir wahrscheinlich, daß sie im Zusammenhang mit den starken Kontraktionen steht, denen die meisten Bromeliaceenblätter zufolge der »Blasebalgorganisation« ihres Wassergewebes ausgesetzt sind. Die dabei in radialer, zumeist auch in tangentialer Richtung wirksamen Spannungen bedingen einen innigen Kontakt zwischen Epidermis und Hypoderm, soll eine Abhebung der beiden Gewebeschichten voneinander vermieden werden. Die dicken Seitenwände der Epidermiszellen setzen wohl den tangentialen Zugspannungen den nötigen Widerstand entgegen.

Die neuestens von Baumert geäußerte Vorstellung, daß die Bromeliaceenepidermen in gewissen Fällen die Funktion von Lichtreflektoren erfüllen, scheint mir hingegen nicht begründet und kaum zutreffend zu sein. Baumert leitet seine Anschauung aus dem »hohlspiegel«artigen Bau der Oberhautzellen ab, welcher durch die nach außen konkav gekrümmte

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Innenwand zustande kommt. Ganz abgesehen davon, daß die Reflexion schon durch die Außenwand und die Cuticula beträchtlich geschwächt werden muß, wird sie in vielen Fällen, wo derartig gebaute Epidermiszellen von Trichomschuppen überlagert werden, völlig illusorisch; dasselbe gilt natürlich auch für die nach dem Hohlspiegeltypus gebauten Oberhautzellen der Blattunterseite. Nach Baumert sind allerdings die »Hohlspiegel« auf der Mitte der Blattoberseite weitaus am besten ausgebildet, während die Epidermiszellen gegen den Blattrand hin sich dem normalen Typus nähern.[1] Er erblickt darin insofern eine Stütze seiner Anschauung, als die Bromeliaceenblätter rinnenförmig gebaut sind und daher während der hellsten Tageszeiten nur die Blattmitte senkrecht von den Strahlen getroffen wird, während die Randpartieen nur mehr oder minder schräg beleuchtet werden und daher eines Lichtschutzes nicht bedürfen. Diese Überlegung bezüglich der Beleuchtungsverhältnisse würde wohl für annähernd horizontal gestellte rinnenförmige Blätter zutreffen. Die Blätter der Bromeliaceen stehen aber mehr minder steil aufgerichtet oder dabei im Bogen übergekrümmt. Bei dieser Orientierung fallen aber die Beleuchtungsdifferenzen zwischen Mitte und Rand gerade während der hellsten Tageszeit nicht ins Gewicht; durch diese Stellung an sich wird das senkrecht von oben einfallende Licht zum größten Teil unwirksam. Zudem gehören die Bromeliaceen mit trichomloser und glänzender oberseitiger Epidermis zu jenen Epiphyten, welche nach Schimper im Halbschatten gedeihen. Das Auftreten von Lichtreflektoren an derartigen Pflanzen ist auch vom ökologischen Standpunkt nicht zu verstehen.[2]

Zum Schlusse möchte ich noch über einen eigenartigen Inhaltskörper der Bromeliaceenepidermis berichten, der infolge seiner weiten Verbreitung geradezu zu deren Charakteristik gehört. Am Flächenschnitt bemerkt man bei der über-

[1] Ich führe das zurück auf die bereits besprochene Korrelation mit dem Hypoderma (vgl. p. 324).

[2] Natürlich ist zu bedenken, das der Glanz gewisser trichomarmer Bromeliaceenblätter auf der Reflexwirkung der ziemlich kräftigen Cuticula allein beruhen kann.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

wiegenden Mehrzahl der Arten in jeder Oberhautzelle ein rundliches Gebilde, das man zunächst für eine Pore halten könnte; es liegt bald in der Mitte der Zelle, bald mehr dem Rande genähert (vgl. z. B. Fig. 2, 5 bis 7, 9). Am Querschnitt ist das Bild nicht minder dem einer kurzen Pore vergleichbar, die sich von der Innenwand der Oberhautzelle gegen das Hypoderm hinzieht (siehe unter anderem Fig. 11, 25). An dem Lichtbrechungsvermögen und dem Umriß erhellt jedoch seine Natur als Inhaltskörper. Er erscheint von kugeliger Form mit äußerst feinwarziger Oberfläche und ist zum größten Teil in die Innenwand der Epidermiszelle eingesenkt; bis auf eine frei in das Lumen vorragende Kalotte ist er somit ganz von der Wandsubstanz umschlossen. Das Bild, das er bietet, erinnert etwa an die Stegmata der Palmen. Er ist in den gebräuchlichen Lösungsmitteln unlöslich und widersteht der Einwirkung von konzentrierter H_2SO_4 und Chromsäure. Namentlich die mit letzterem Reagens hergestellten Präparate erscheinen besonders instruktiv. In ganzen Reihen leuchten im Präparat die winzigen Kügelchen heraus, die an Stelle jeder Epidermiszelle zurückbleiben. Da diese Gebilde auch beim Veraschen zurückbleiben, dokumentieren sie sich als Kieselkörper. Sie lösen sich dementsprechend in Flußsäure. Ein Zusatz von ClNa bewirkt das Ausfallen der sehr charakteristischen Kieselfluornatriumkrystalle.[1] Das fast regelmäßige Vorkommen von derartigen Kieselkörpern ist umso interessanter, als die Bromeliaceen zu den wenigen Monokotylenfamilien zu gehören schienen, denen Kieselkörper abgehen (F. G. Kohl). Die Dimensionen dieser Kieselkörperchen sind variabel, aber niemals bedeutend. Die größten (bei *Ananas* und *Dyckia remotiflora* Otto et Dietr.) wiesen etwa einen Durchmesser von 3 μ auf. Ich fand sie nahezu in allen von mir untersuchten Blättern wieder, ausgenommen bei den Arten mit dünnwandigen und relativ hohen Epidermiszellen, wie z. B. bei *Canistrum Lindeni* Mez. Ich enthalte mich eines Urteils über ihre Funktion, dem nur der Wert einer bloßen Vermutung zukäme.

[1] Diese letztere Reaktion wurde speziell mit den Inhaltskörpern von *Ananas* durchgeführt.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Im Zusammenhang mit der Epidermis ist hier noch in Kürze der Trichome zu gedenken, auf deren anatomischen Bau nicht näher einzugehen ist, da sie schon wiederholt Gegenstand eingehender Untersuchungen waren (vgl. insbesonders Schimper, Mez, M. Tietze und die oben zitierte Literatur). Cedervall bezeichnete sehr zutreffend die parenchymatischen Flügel gewisser Trichomschuppen als Pseudoepidermis. Sie legen sich nicht nur innig der Epidermis an und bilden bei vielen über ihr eine fast kontinuierliche Zellage. Sie scheinen namentlich an den Rändern stellenweise mit ihr verwachsen zu sein, so daß sie sich auch an dünnen Querschnitten nicht ablösen. An eine echte Verwachsung ist wohl nicht zu denken. Die Zellenmembranen der Flügelränder erscheinen in solchen Fällen, von der Fläche gesehen, wie gequollen, die Konturen sind mehr oder minder verschwommen, so daß man selbst die gegenseitige Abgrenzung der Haare nicht mehr sicher feststellen kann. Ich vermute daher, daß die Schuppenflügel häufig mit der Epidermis (und auch mit den gegenseitig deckenden Rändern) verkleben, indem die pektinreichen Flügel (Mez) einer Art Pektinmetamorphose unterliegen. Daß die Bromeliaceenmembranen eine Neigung hierzu besitzen, geht auch aus den Befunden von Boresch hervor, der die Gummibildung der Bromeliaceen verfolgte. Pektinreiche Membranen sind übrigens durch ihre Tendenz zum Vergallerten bekannt (Strasburger, p. 149). Ich werde unten auf diesen Punkt zurückkommen.[1]

Nach Behandlung mit kochendem Glyzerin heben sich die Flügel von der Epidermis ab und geben nunmehr eine intensive Zellulosereaktion, welche im intakten Zustand höchstens ganz unbedeutend ausfällt.

Der Spaltöffnungsapparat.

Die Spaltöffnungen haben nach P. Richter den »gewöhnlichen anatomischen Bau«, weshalb er von einer Beschreibung des Spaltöffnungsapparates absieht. Mir scheinen sie jedoch einige sehr beachtenswerte Eigentümlichkeiten von hervor-

[1] Vgl. p. 338.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

ragendem physiologischen Interesse zu bieten, die eine genauere Untersuchung rechtfertigen. Eine kurze zutreffende Charakteristik der Stomata gab Haberlandt (II) für *Tillandsia zonata;* sie paßt im allgemeinen auf die Mehrzahl der Bromeliaceen, doch bedarf sie einiger ergänzender Details. Andere Angaben von Bedeutung scheinen nicht vorzuliegen. Cedervall und Mez bringen in bezug auf den Bau der Stomata nichts Neues (wohl aber bezüglich des Durchlüftungsapparates).

Von der Fläche gesehen, bieten die Stomata — von den Nebenzellen zunächst abgesehen — keine Besonderheiten dar, hingegen ist der Querschnitt sehr charakteristisch, so daß man geradezu von einem Bromeliaceentypus der Spaltöffnungen sprechen könnte. Der mediane Querschnitt erscheint rundlich-dreieckig bis annähernd elliptisch. Eine eigentliche Rückenwand fehlt oder ist wenigstens nur auf ein ganz kurzes Membranstück reduziert. Eine Ausnahme (unter den von mir untersuchten Arten) macht nur eine als *Pitcairnia amoena* (Aut.?) bezeichnete Art, deren annähernd vierseitige Stomata eine ausgesprochene Rückwand aufweisen, was in diesem Falle augenscheinlich mit der abnormen Höhe der benachbarten Epidermiszellen zusammenhängt, die gar nicht einer Bromeliacee anzugehören scheinen. Ein zweites Charakteristikum der Stomata bildet der völlige Mangel einer Hinterhofsleiste; die überaus kurze Zentralspalte erweitert sich vielmehr plötzlich trichterförmig gegen die Atemhöhle (z. B. Fig. 16, 19, 25 u. a.). Auf die auffallend starke Membranverdickung der Schließzellen wurde bereits von Haberlandt (II) und Mez (II) hingewiesen. Das spaltenförmig verengte Lumen ist meist etwas schräg nach innen und unten orientiert (cf. Fig. 13, 16, 26), erweitert sich aber, wie namentlich aus Längsschnitten deutlich hervorgeht, gegen die Pole beträchtlich, womit eine starke Abnahme der Membrandicke verbunden ist.

Die Schließzellen werden regelmäßig von wenigstens zwei Paaren von Nebenzellen umlagert, von denen das eine polar, das andere lateral gelegen ist. Die letzteren sind von besonderem Interesse. Sie lagern sich nicht bloß seitlich den Schließzellen an, sondern untergreifen diese mehr oder weniger vollkommen, indem sie sich unter der Schließzelle gegen die

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Atemhöhle hin vorwölben. Im extremen, aber häufig realisierten Falle ruht dann förmlich jede Schließzelle auf dem durch die Nebenzelle gebildeten elastischen Polster auf (Fig. 13 bis 15, 22, 26). Ihre Innenwand ist überaus zart, während die auf einen schmalen Membranstreifen beschränkte Außenwand mitunter eine ansehnliche Dicke erreichen kann. Dieser Membranstreifen erscheint am Querschnitt als ein Scharnier, um welches die Schließzelle beweglich ist. Haberlandt faßt diese Wand als äußeres, die zarte Innenwand als inneres Hautgelenk auf. Das Lumen der Nebenzelle verjüngt sich dabei gegen außen; bisweilen verengt es sich so beträchtlich, daß es am medianen Querschnitt in eine Pore ausmündet (*Vriesea tesselata* Morr.,[1] *Acchmea Pinneliana* Brgn., vgl. Fig. 15). In anderen Fällen, bei beträchtlicher Stärke der Außenmembran finden sich zwei verdünnte Membranstellen, und zwar an der Ansatzstelle der Schließzelle und der benachbarten Epidermiszelle, so daß man eigentlich von zwei äußeren Hautgelenken sprechen kann (Fig. 14). Auch Mez (II) erwähnt diese Nebenzellen, die er als »cellules sous-jacentes à parois minces, riches en chlorophylle« charakterisiert; wenn er fortfährt »et qui font partie de la première assise mésophyllienne«, so möchte ich dem entgegenhalten, daß von ihrer Zugehörigkeit zum Mesophyll keine Rede sein kann. Der Chlorophyllgehalt bietet hierfür kein Kriterium; er weist viel eher auf ihre funktionelle Beziehung zum Schließzellenapparat hin. Entwicklungsgeschichtlich gehören sie zweifellos der Epidermis an, wenngleich sie bisweilen unter deren Niveau verlagert sind.

Die beiden polar liegenden Nebenzellen bieten weniger Interesse; auch sie untergreifen oft, freilich nur in geringem Maße, die Schließzellen. Diese Nebenzellen, welche gemeinschaftlich mit den Schließzellen die Atemhöhle überwölben, erweisen ihre Zugehörigkeit zum ganzen Apparat auch dadurch, daß ihre frei nach innen vorgewölbten Membranen cutinisiert erscheinen. Die Cuticula durchsetzt somit den Porus und geht auf die freien Anteile der Nebenzellenmembranen über, um scharf an der Ansatzstelle der anschließenden Hypodermzellen

[1] = *Tillandsia tesselata* Ldl.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

ihr Ende zu finden (Fig. 15). Mit Rücksicht auf den Bau und die Anordnung der Nebenzellen sind die Bromeliaceenstomata dem Succulententypus Benneckes zuzuzählen.

Abgesehen von den bisher geschilderten Nebenzellen, welche nach Lage und Form in unmittelbarer Beziehung zum Schließzellenmechanismus stehen,[1] sind häufig noch andere benachbarte Oberhautelemente als Nebenzellen ausgebildet, insofern man darunter mit Schwendener alle angrenzenden Epidermiszellen versteht, welche nach Form und Bau von den benachbarten Oberhautzellen abweichen.

Insbesonders in der Umgrenzung der in Crypten oder Riefen gelegenen, dabei über das Niveau emporgehobenen Spaltöffnungen findet man häufig Epidermiszellen, deren spaltenförmiges Lumen vertikal gestellt ist; sie unterscheiden sich von den übrigen Oberhautelementen gelegentlich nur durch diese Orientierung, sehr häufig aber auch durch bedeutendere Größe und stärkere Wandverdickung oder andere anatomische Details, die ich nicht im einzelnen anführen will. Höheres Interesse nehmen die Fälle in Anspruch, in welchen sie in Form eines mächtigen Ringwalles den Schließzellenapparat umspannen, der dadurch eingesenkt erscheint. In solchen Fällen (z. B. bei einer als *Pourretia Achupalla* Lind. bezeichneten Art, ferner bei *Bromelia scarlatina* Morr.) nimmt die Membran kolossal an Mächtigkeit zu. Der Spaltöffnungsapparat erscheint geradezu unverrückbar zwischen ihnen suspendiert (Fig. 15). Mez hat einen derartigen Fall bereits erwähnt und sieht in dieser Bildung wohl mit Recht ein Mittel »à préserver les

[1] Ob die Nebenzellen aktiv in den Bewegungsmechanismus eingreifen, wie es ihrer Lage nach zu erwarten ist und auch von Mez (l) angenommen wird, vermochte ich trotz vieler aufgewandter Mühe nicht zu entscheiden. Zusatz plasmolysierender Substanzen hatte zwar eine bedeutende Kontraktion zur Folge, doch war eine Änderung in den Dimensionen der Zentralspalte unter keinen Umständen zu beobachten, sei es, daß die Blätter, welche den Versuchen dienten, zu alt oder die Vegetationsbedingungen zu ungünstig waren. In Übereinstimmung mit Benecke läßt sich im allgemeinen konstatieren, daß die Nebenzellen »in der Hauptschrumpfungsrichtung des Blattes« den Schließzellen anlagern. Daß jedoch ihre Funktion nur darin besteht, »die Wirkung der Gestaltsveränderung der Blattzellen auf die Schließzellen abzuschwächen,« halte ich schon mit Rücksicht auf ihren Chlorophyllgehalt nicht für wahrscheinlich.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

stomates contre les déchirures longitudinales de la feuille« (p. LVIII). Es liegt somit eine interessante Arbeitsteilung zwischen den Nebenzellen vor, insofern die einen als mechanische Schutzvorrichtung fungieren, welche den Spaltöffnungsapparat von den bei Wasserverlust eintretenden Zerrungen unabhängig machen, während die anderen einen integrierenden Bestandteil des stomatären Mechanismus bilden.

Unter den Spaltöffnungen erscheint der das Blatt umhüllende Hypodermmantel zur Bildung der Atemhöhle durchbrochen. Den einzelnen aufeinanderfolgenden hypodermalen Schichten entsprechen Etagen von ringförmig angeordneten Zellen, welche den äußeren Teil der Atemhöhle umgrenzen und sie somit nach Art eines Tonnengewölbes versteifen (Cedervall). Während das Hypoderm stets des Chlorophylls entbehrt, führen alle die Atemhöhle umgrenzenden Zellen reichlich Chlorophyllkörner. Die einzelnen Zellringe, welche aus zwei bis vier Gliedern bestehen, erweitern sich von außen nach innen unter gleichzeitiger Zunahme des Zelldurchmessers. Von besonderem Interesse ist der äußerste, der ersten Hypodermschicht angehörige Zellring. Dort, wo die einzelnen Zellen, welche ihn zusammensetzen, aneinanderstoßen, biegen sie sehr häufig nach innen um, wodurch eine große Kontaktfläche erzielt und naturgemäß ein wirksamererSchutz gegen einseitigen Druck erreicht wird. Diese nach innen gekrümmten Zellenden biegen sich bei vielen Arten gleichzeitig nach oben und ragen oft bis in den Bereich der Schließzellen empor (Fig. 19, 20).[1] Über die Funktion dieser überaus merkwürdigen Zellfortsätze lassen sich natürlich nur Vermutungen äußern; es scheint mir in manchen Fällen nicht ausgeschlossen, daß sie die Schließzellen stützen und vor einem zu tiefen Herabsinken in die weite Atemhöhle, welche sie überspannen, schützen können, falls das elastische Widerlager der Nebenzellen infolge starken Turgorverlustes zusammensinkt.

Nachdem bisher die Bestandteile des gesamten Spaltöffnungsapparates in ihren wesentlichen Zügen geschildert

[1] Dasselbe Verhalten zeigen z. B. *Aregelia cyanea* Mez., *Hohenbergia augusta* Mez, *Aechmea glomerata* Hook fil. u. v. a.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

worden sind, möchte ich mich der Beschreibung von Einrichtungen zuwenden, welche einen mehr oder minder weitgehenden Verschluß oder wenigstens eine Verengerung des stomatären Apparates bedingen. Solche Verschlußvorrichtungen können gebildet werden: 1. durch die Zellen des ersten hypodermalen Zellringes, 2. durch die Nebenzellen (s. str.), 3. durch die Trichome. Für alle Fälle mögen einige Beispiele angeführt sein.

Indem die Enden der den hypodermalen Ring bildenden Zellen sich, wie oben erwähnt, gegen innen krümmen, kommt es natürlich zu einer Einengung des oberen Teiles der Atemhöhle, die in manchen Fällen geringfügig und in biologischer Hinsicht bedeutungslos, in anderen hingegen sehr beträchtlich ausfallen kann, was dann zweifellos eine Erschwerung der Transpiration zur Folge haben muß. Gewöhnlich wird hierdurch das Lumen der Atemhöhle biskuitförmig eingeschnürt (Fig. 23); der Zugang zu der senkrecht zur Einengung orientierten Spalte bleibt jedoch in der Regel frei. Bisweilen stoßen die von entgegengesetzten Seiten kommenden Zellfortsätze in der Mitte aneinander und verschmelzen miteinander, so daß zwei bis drei Lücken entstehen (Fig. 17, 18, 24). Diese Fälle sind auch dadurch von Interesse, daß sich die Zellenden mitunter bis zum partiellen Schwund ihres Lumens verdicken und miteinander so verkeilen können, daß man den Verlauf der einzelnen Zelle kaum mehr verfolgen kann (Fig. 17, 18). In solchen Fällen liegt dann am Querschnitt durch die Spaltöffnung unter dem Porus eine knollige Zellulosemasse, der man ihre Entstehung kaum mehr ansieht (Fig. 16). Bisweilen erheben sich die miteinander vereinigten Zellenden gemeinschaftlich bis gegen die Spaltöffnung hin empor.

In allen genannten Fällen kommt es also zu keinem Verschluß des Porus, sondern ausschließlich zu einer passiven und dauernden Verengerung des oberen Teiles der Atemhöhle, wodurch ein wirksamer Transpirationswiderstand in den Durchlüftungsapparat eingeschaltet wird.

Mez erwähnt, daß die Nebenzellen (»cellules auxiliaires«) gewöhnlich im Alter ihre Funktion einstellen, indem sie sich unter Verlust ihres lebenden Inhaltes bis zum Schwinden des

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Lumens verdicken. Ich habe unter den zahlreichen von mir untersuchten Gattungen und Arten einen derartigen Fall nie beobachtet. Eine kolossale Verdickung der Nebenzellen konnte ich nur bei *Cryptanthus*-Arten [1] beobachten, doch ist die Verdickung hier nur eine einseitige; der als inneres Hautgelenk fungierende Membrananteil bleibt nach wie vor dünnwandig, so daß die Bewegungsfreiheit der Nebenzellen nicht im geringsten eingeschränkt, vielmehr nur die mechanische Festigkeit des Widerlagers unter gleichzeitiger Verengerung der Atemhöhle verstärkt wird.[2]

Von der Fläche gesehen, bieten diese Stomata ein merkwürdiges Bild. Man gewahrt unter den Schließzellen zwei mächtige, kreisrunde Zellulosemassen, die in ihrem Zentrum eine Pore aufzuweisen scheinen (Taf. II, Fig. 21). Sie treten in der Mitte des Porus dicht aneinander und scheinen zunächst den Weg zur Zentralspalte völlig zu versperren. Bei genauerer Betrachtung erkennt man jedoch zu beiden Seiten dieser Gebilde eine dreiseitige Lücke, welche die Kommunikation zwischen Atemhöhle und Porus herstellt. Die Spaltöffnung ist wie gewöhnlich von vier Nebenzellen flankiert. Bei sorgfältiger Beobachtung des Verlaufes der Zellkonturen erkennt man schließlich auch von der Fläche, daß die erwähnten Cellulosemassen dem inneren und unter den Schließzellen gelegenen Teil der lateralen Nebenzellen angehören, was durch einen Querschnitt bestätigt wird (Fig. 22). Die Nebenzellen, die sich bis zur Berührung nähern, sind auf ihrer freien, der Atemhöhle angrenzenden Unterseite mächtig verdickt. Das schmächtige Lumen ragt porenartig in das Zentrum der Verdickungsmasse hinein. Diese eigenartige Ausbildung des Spaltöffnungsapparates ist zweifellos der Ausdruck einer xerophilen Anpassung, insofern die Wege des Transpirationsstromes bedeutend eingeengt werden.

---

[1] *Crypt. acaulis* Beer, *Beuckeri* Morr. und *bivittatus* Rgl. (= *Regelii* Hort.).

[2] Einen anscheinend ähnlichen Fall bildet Cedervall bei *Disteganthus basilatoralis* Hort. bei schwacher Vergrößerung und stark schematisiert ab (Taf. II, Fig. 9).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Wesentlich häufiger sind die Fälle, in welchen das Ende der Atemhöhle durch eine Annäherung der Nebenzellen eingeengt wird, ohne daß es zur Bildung einer so massigen Verdickung käme. Meist sind es die lateralen Nebenzellen, deren freie Enden so knapp aneinander herantreten, daß ein enger langer Spalt gebildet wird (Fig. 13 auf Taf. II).

Auch die polaren Nebenzellen können sich gelegentlich ansehnlich gegen die Atemhöhle vorwölben, doch wird hierdurch selbst in extremen Fällen, wie bei *Ananas*-Arten (Fig. 27), niemals eine so ausgiebige Verengerung erzielt wie durch die lateralen Nebenzellen.

Daß die schuppenförmigen Bromeliaceentrichome einen weitgehenden Transpirationsschutz bedingen, ist zu bekannt, um es hier noch näher anzuführen. Liegen die Stomata in Riefen, so werden diese häufig von den Flügeln der benachbarten Trichomschuppen völlig überdacht. Gerade in solchen Fällen fand ich eine ganz einzig dastehende Form einer vollkommenen Verstopfung der Stomata, und zwar zunächst bei *Quesnelia roseo-marginata* Carr. Ich fand nämlich an medianen Querschnitten durch die Stomata einen von der Unterseite der überdachenden Trichomflügel ausgehenden soliden Membranzapfen, der, stets genau über dem Vorhof stehend, einen vollendeten Ausguß des letzteren darstellte. Er paßte somit nach Form und Dimensionen genau in den Vorhof hinein und war sichtlich nur durch den Schnitt aus dem Vorhof herausgezogen worden (Taf. III, Fig. 25). An vereinzelten Stellen war der Zapfen beim Schneiden an seiner Basis, wo er sich den Cuticularhöckern entsprechend verjüngt, abgerissen worden; er war im Vorhof, ihn vollkommen ausfüllend, stecken geblieben. Neben dem schlanken, mittleren Zapfen beobachtet man beiderseits je einen Membranzapfen von stumpfwinkligem Umriß. Dieser wieder paßt genau in die Ecke, die von der Schließzelle und der anstoßenden, höher situierten Epidermiszelle gebildet wird.[1] Es ist zunächst nicht leicht zu verstehen, wieso von

[1] Diese zapfenartigen Verdickungsmassen erscheinen einfach lichtbrechend, die übrigen Trichomwände verhalten sich ebenso oder sind im geringen Grade doppeltbrechend.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

der Trichomschuppe aus, gerade an der dem Vorhof korrespondierenden Stelle, eine Membranverdickung, noch dazu von gleicher Form wie der Vorhof, zustande kommen kann.

Die Aufklärung liegt wohl in der eigenartigen Membranbeschaffenheit. Es wurde schon einleitend betont, daß die Trichomflügel häufig mit der Epidermis stellenweise geradezu verklebt erscheinen. Reißt eine solche Schuppe bei Ausführung eines Querschnittes durch das Blatt ab, was häufig der Fall ist, so erkennt man an der Unterseite der Flügel Buchten, welche genau den Epidermiszellen, auf denen sie ursprünglich auflagen, entsprechen; die Schuppenmembran verhält sich wie eine plastische Masse, welche einen Abdruck der Epidermis lieferte. Ein ganz analoger Vorgang dürfte sich über den Spaltöffnungen abspielen. Die unterseits verquellende Trichomschuppenwand erfüllt die in der Umgebung befindlichen Hohlräume und bildet somit an Stelle des Vorhofes den oben erwähnten Pfropfen, der wie ein Stöpsel die Spaltöffnung verstopft. Es ist die Plastizität der zur Vergallertung neigenden Pektinmembran der Trichomflügel, welche diesen eigenartigen Spaltöffnungsverschluß ermöglicht. Es scheinen jedoch keineswegs alle Stomata auf diese Weise in ihrer Funktion behindert zu werden; oft muß eine Anzahl von Schnitten durchsucht werden, ehe man das gewünschte Bild findet. Es scheint mir — eine sichere Entscheidung konnte ich nicht treffen —, daß nur dann solche Vorhofpfropfe gebildet werden, wenn eine Trichomstelle genau über den Vorhof zu liegen kommt, an der mehrere Zellen zusammenstoßen; kommt aber nicht eine Kante, sondern eine Zellfläche über den Vorhof zu liegen, so dürfte die Bildung des Zapfens unterbleiben.

Ab und zu konnten auch abweichende Bildungen beobachtet werden, so z. B. breitere, zylindrische Zapfen, welche nicht in den Vorhof eindrangen, sondern mit breitem Fuße über der Eisodialöffnung aufsaßen.

Ich habe bei anderen Bromeliaceen viel nach derartigen Verschlußeinrichtungen gesucht, ich fand sie aber nur in annähernd gleich schöner Ausbildung bei *Macrochordium tinctorium* de Vries (= *Aechmea bromeliaefolia* Bak.) und überdies, aber sehr spärlich, bei *Billbergia ovata* (Aut.?).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Bezüglich der mit den Spaltöffnungen im Zusammenhang stehenden Durchlüftungseinrichtungen kann ich mich kurz fassen, da sie in morphologischer Hinsicht insbesonders von Cedervall und Mez (vgl. auch Wittmack in Engler und Prantl sowie P. Richter) geschildert wurden. Es scheint mir nur die charakteristische Eigenart dieser Gewebe, der vom physiologischen Standpunkt besonderes Interesse zukommt, nicht genügend scharf hervorgehoben zu sein.

Mez äußert sich hierüber folgendermaßen (l. c., p. LX): »Dans le centre de la feuille, entre les faisceaux vasculaires, on remarque tout de suite des endroits qui, en coupes trop minces pourraient facilement être pris pour de gigantesques espaces intercellulaires, mais qui, en réalité, sont remplis d'un réseau de parenchyme étoilé ou filiforme et de grandes chambres aérifères«.... »La communication directe entre les cavités aérifères et les espaces intercellulaires est presque toujours facile à constater: les grandes cavités, en forme de cheminées, ramplies de parenchyme, s'étendent des stomates jusqu'au centre de la feuille.« Im einzelnen ist die Ausbildung des Durchlüftungssystems recht variabel. In manchen Fällen ist ein typisches Sternparenchym vorhanden, das den ganzen Raum zwischen je zwei Gefäßbündeln einnimmt,[1] bisweilen finden sich an diesen Stellen nur Gewebekomplexe von beschränkterer Ausdehnung mit relativ kleineren Interzellularen. Kann man in diesen Fällen von einem Schwamm- oder Lückenparenchym sprechen, so ist dieser Ausdruck in vielen anderen Fällen nicht mehr am Platze. Gerade dieser weit verbreitete Typus beansprucht besonderes Interesse. Hier tritt das Parenchymgewebe ganz in den Hintergrund; an seiner Stelle finden sich tatsächlich »gigantesques espaces intercellulaires«, die ihren Charakter als Interzellulargänge auch dadurch nicht verlieren, daß sie spärlich von Parenchymfäden oder -platten durchzogen werden. Eine scharfe Grenze zwischen den verschiedenen Modifikationen ist natürlich nicht zu konstruieren. Der letztgenannte Typus findet sich z. B. in schönster Aus-

[1] Als Beispiel seien genannt: *Massangea musaica* Mez, *Guzmannia Peacockii* Mez, *Vriesea*-Arten u. a. m.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

bildung bei *Billbergia nutans* Wdl., *Quesnelia roseo-marginata* Carr., *Hohenbergia polycephala* Mez, *Canistrum aurantiacum* Morr., *Encholirion aurantiacum* Morr., *Vriesea tesselata* Morr. u. v. a. Mächtige Intercellulargänge von mehr oder minder kreisförmigem Querschnitt, scharf begrenzt durch isodiametrisches Parenchym, durchziehen parallel mit den Gefäßbündeln und mit ihnen abwechselnd das Blatt in seiner ganzen Länge (vgl. den schematischen Querschnitt in Fig. 28).

Diese Interzellulargänge werden bald von Diaphragmen, bald von faden- oder gerüstförmig angeordneten Zellzügen aus Sternparenchym durchzogen und ab und zu von einer Gefäßbündelanastomose durchquert. Eine direkte Kommunikation weisen sie untereinander nicht auf. Bei typischer Ausbildung fehlen eigentliche Atemhöhlen unter den Spaltöffnungen; von diesen gehen vielmehr mehr minder enge, zur Blattoberfläche annähernd senkrecht verlaufende Kanäle aus, welche das Hypoderm durchbrechen und in den großen zentral gelegenen Kanal münden. Ich möchte letzteren in Analogie zur Atemhöhle als zentralen Atemkanal bezeichnen, erstere dagegen als sekundäre Atemkanäle. Unsere Fig. 29 und 30 zeigen in charakteristischer Ausbildung die von den Stomata ausgehenden Interzellularkanäle und ihre Einmündung in den Hauptkanal.

In unserem Falle liegen somit weder einfache Atemhöhlen vor noch kommunizierende wie etwa bei *Iris*. Das Durchlüftungssystem ist vielmehr in wesentlich höherem Maße differenziert und ähnelt, rein äußerlich betrachtet, dem Tracheensystem der Insekten: die von den Stigmen ausgehenden zarten Tracheenendigungen vereinigen sich hier zu mächtigeren »Hauptstämmen«, welche den Körper durchziehen. Diese entsprechen den zentralen, jene den sekundären Atemkanälen.

Ich will mich nicht zu sehr in Einzelheiten verlieren, sondern nur im allgemeinen darauf hinweisen, daß natürlich im Detail mancherlei Verschiedenheiten in der Ausbildung zu beobachten sind; sie betreffen den Durchmesser und die Form der Atemkanäle, deren Seitenäste bald die Gestalt zylindrischer Röhren aufweisen, bald sich konisch gegen die Stomata hin

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

verjüngen. Diese sekundären Atemkanäle werden ihrerseits wieder von einzelnen Zellen durchsetzt, welche, mit breitem Fuße an die Wandungen ansetzend, zu ihrer Aussteifung beitragen. Liegen die Stomata über den Gefäßbündeln, dann gehen von ihnen gegabelte Kanäle aus, deren Äste in die beiderseits vom Gefäßbündel gelegenen zentralen Atemkanäle einmünden, wodurch eine indirekte Kommunikation beider erzielt wird. In manchen Fällen ist die Verbindung der Stomata mit dem zugehörigen zentralen Atemkanal nicht so deutlich ersichtlich; es ist ein von kleinen Lücken durchsetztes Parenchym zwischengeschaltet. Damit ist der Übergang gegeben zu normalen Atemhöhlen, deren Kommunikation mit den Interzellularen des Schwammparenchyms oft schwer zu erweisen ist.

Es ist klar, daß einem so eigenartigen und mächtigen Durchlüftungsapparat in biologischer Hinsicht auch eine besondere Rolle zufallen muß.

Der Ansicht Schimper's (II, p. 79), daß die großen Luftlücken eine Anpassung an die eigenartige Wasserversorgung epiphytischer Bromeliaceen darstellen, dem Interzellularensystem der Sumpf- und Wasserpflanzen vergleichbar, hat Mez mit Recht entgegengehalten, daß sie auch bei typischen Landformen auftreten. Mez betrachtet sie als Gasreservoire; der beim Assimilationsprozeß ausgeschiedene O bleibt für die Atmung erhalten und umgekehrt. Ich glaube, daß die neuesten Studien Renner's über die Mechanik der Transpiration zur Aufhellung der Frage herangezogen werden können.

Renner gedenkt in seinen Ausführungen eines in gewisser Hinsicht ähnlichen Falles bei Restionaceen, bei denen gleichfalls tief im Innern des Blattes gelegene Atemhöhlen vorkommen. Der wesentliche Unterschied gegenüber den Bromeliaceen liegt darin, daß dort die Zellen, welche die Atemhöhle auskleiden, von einer Cuticula überlagert sind und daher selbst keinen Wasserdampf in den Atemraum abgeben; bei den Bromeliaceen überkleidet die Cuticula hingegen nur die Nebenzellen, soweit sie an die Atemhöhle angrenzen. Nichtsdestoweniger dürfte auch hier nicht das ganze Interzellularensystem von Wasserdampf maximaler Spannung gleichmäßig erfüllt sein: die »innere Transpiration« in den oft mächtigen und

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

dicken Blättern erreicht wohl zweifellos (schon in Abhängigkeit von den verschiedenen Beleuchtungsverhältnissen) nicht in allen Teilen des Blattes dieselbe Größe, die zentralen Atemkanäle ermöglichen zudem einen raschen Konzentrationsausgleich. Es liegt mithin offenbar bei den Bromeliaceen wie bei den Restionaceen das Maximum der Dampfspannung tief im Innern des Blattes. Da nun die Transpirationsgröße abhängig ist von der Entfernung des inneren Spannungsmaximums des Wasserdampfes von der Blattoberfläche, so liegt schon in der Anordnung des Durchlüftungsapparates ein Modus zur Herabsetzung der Transpiration vor. Die Verdunstungsgröße ist ferner der Potentialdifferenz der Dampftension zwischen Binnen- und Außenluft proportioniert. Da nun in vielen Fällen die Stomata von den sich gegenseitig deckenden Flügeln der Trichomschuppen überdacht werden, so muß eine so bedeutende Transpirationshemmung resultieren, daß selbst bei offener Zentralspalte nur eine minimale Wasserabgabe vorhanden ist, die ihre Deckung aus dem Reservoir des Wassergewebes findet. Diese Überlegung macht die niederen Transpirationswerte verständlich, welche die Experimente Schimper's für Bromeliaceenblätter ergaben.

Ich glaube, daß der Bau des »Durchlüftungsapparates« aber auch in anderer Beziehung von Bedeutung ist. Er kann wohl mit Mez als Reservoir für CO_2 aufgefaßt werden. Von besonderem Interesse scheint es mir jedoch, daß hier eine Einrichtung vorliegt, die eine Depression der Transpiration gestattet, ohne den Assimilationsprozeß zu beeinträchtigen. Wäre das Potentialgefälle der CO_2-Spannung dasselbe wie für die Tension des Wasserdampfes (nur entgegengesetzt gerichtet), so müßte die CO_2- Assimilation in gleicher Weise wie die Transpiration gehemmt werden. Das ist nun aber keineswegs der Fall. Das ganze System des Atemkanäle ist in seinem ganzen Verlauf von chlorophyllführenden Zellen umsäumt und durchzogen, so daß die einströmende Luft sehr energisch und vollkommen ihres CO_2-Gehaltes beraubt werden muß. Es ist somit ein steiles Gefälle für die CO_2-Spannung bei gleichzeitig geringer Potentialdifferenz der Wasserdampfspannung zu erwarten. Der leichte Gasausgleich in dem weiten Interzellularen-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

system ist insofern von Vorteil, als ein an ungünstig beleuchteten Blattstellen etwa vorhandener Überschuß an CO_2 an anderen Partien desselben Blattes Verwendung finden kann.

Das Durchlüftungssystem der Bromeliaceenblätter erscheint mir somit nicht nur als Gasreservoir sondern auch als Regulator des gesamten Gaswechels.

Zusammenfassung der Hauptresultate.

1. Zu den charakteristischen Eigentümlichkeiten der Bromeliaceenepidermis gehören außer der bekannten abnormalen Verdickungsweise der Membran:

a) Die konstante Wellung der Seitenmembranen oder wenigstens ihrer Mittellamellen. Die Wellung der letzteren kann durch entsprechende Ausbildung der sekundären Verdickungsschichten verdeckt sein, läßt sich aber durch Mazerations- oder Tinktionsmittel stets nachweisen.

b) Durch eine mehr weniger ausgeprägte Verkeilung der Innenseite der Epidermiszellen zwischen die Elemente des Hypoderms wird häufig ein inniger Kontakt zwischen beiden Gewebeschichten hergestellt, der bei dem blasebalgartigen Spiele des Wassergewebes die Kontinuität beider Schichten gewährleistet.

c) Als charakteristischer Inhaltsbestandteil findet sich in der Mehrzahl der Fälle in jeder Epidermiszelle je ein Kieselkörper.

2. Bei extremer Anpassung kommt im Hautgewebe eine weitgehende Arbeitsteilung zustande; das Hypoderm übernimmt die Funktion des mechanischen Schutzes, die Wasserspeicherung geht auf das Wassergewebe über; die Epidermis, als Trägerin der Cuticula, funktioniert wesentlich nur als Schutzorgan gegen zu starken Wasserverlust (cf. Haberlandt).

3. Die Stomata der Bromeliaceen sind hauptsächlich charakterisiert durch spaltenförmige Lumina der Schließzellen, den Mangel eines Hinterhofes und durch den Besitz von mindestens einem lateralen und einem polaren Paar von Nebenzellen. Zu diesen, von welchen jedenfalls die ersteren eine

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Rolle bei der Bewegung der Stomata spielen, kommen gelegentlich noch weitere Nebenzellen, welche einen mechanischen Schutz gegen die durch Kontraktion des Wassergewebes bedingten Zerrungen bieten (cf. Mez).

4. Passive, dauernde Verengerung oder Verschluß des Spaltöffnungsapparates kann in verschiedener Weise erzielt werden:

a) Durch die (lateralen) Nebenzellen, welche die Stomata tief untergreifen, so daß sie in manchen Fällen nur einen schmalen Spalt zwischen sich lassen, wodurch ein wirksamer Transpirationswiderstand eingeschaltet wird; die direkte Kommunikation der Zentralspalte mit der Atemhöhle wird jedoch nicht verhindert.

b) Durch laterale Nebenzellen, welche den direkten Zugang zur Zentralspalte verlegen (*Cryptanthus*-Arten), jedoch eine seitliche enge Kommunikation freihalten.

c) Durch Wucherungen und Verdickungen der Zellen des ersten hypodermalen Zellringes, welcher die Atemhöhle versteift.

d) Durch Membranpfropfen, welche von den Flügeln der Trichomschuppen ausgehen und den Vorhof wie ein dicht passender Stöpsel verschließen (*Quesnelia* u. a.).

5. Das Durchlüftungsgewebe besteht bei extremer Anpassung aus einem System interzellularer Kanäle, die von chlorophyllführendem Parechymzellen umkleidet und durchzogen werden; die Hauptröhren (»zentrale Atemkanäle«) durchziehen parallel zu den Gefäßbündeln die Blätter in ihrer ganzen Länge, ohne untereinander in direkter Kommunikation zu stehen. Von diesen zweigen annähernd senkrecht zur Oberfläche verlaufende engere Kanäle (sekundäre Atemkanäle) ab, welche im Spaltöffnungsapparat nach außen münden.

6. Diese Form des Durchlüftungsapparates gestattet selbst bei offenem Spaltöffnungsapparat eine weitgehende Herabsetzung der Transpiration, ohne die Aufnahme von CO_2 zu beeinträchtigen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Literaturübersicht.

Baumert K., Experimentelle Untersuchungen über Lichtschutzeinrichtungen an grünen Blättern. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl., IX, 1907.

Bennecke W., Die Nebenzellen der Spaltöffnungen. Bot. Ztg., 1892.

Boresch K., Über Gummifluß bei Bromeliaceen nebst Beiträge zu ihrer Anatomie. Diese Sitzungsberichte, CXVII, 1908.

Cedervall E. V., Anatomiskt-fysiologiska undersökningar öfver bladet hos Bromeliaceerna. Göteborgs K. vetenskaps Handlingar, XIX, 1884.

Correns C., Zur Kenntnis der inneren Struktur der vegetabilischen Zellmembranen. Jahrb. f. wiss. Bot., XXIII.

Fischer A., Zur Eiweißreaktion der Zellmembran. Ber. D. Bot. Ges., V, 1887.

Haberlandt G., I., Physiol. Pflanzenanatomie. 4. Aufl., 1909.

— II., Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates. Flora, LXX, 1887, p. 99.

Höhnel Fr. v., Über eine eigentümliche Verbindung des Hypoderma mit der Epidermis. Wissensch.-prakt. Unters. auf d. Gebiet d. Pflanzenbaues. Bd. I, 1875, p. 149, cit. n. Haberlandt, I.

Kohl F. G., Anatomisch-physiologische Untersuchungen der Kalksalze und Kieselsäure. Marburg 1889.

Krasser Fr., Untersuchungen über das Vorkommen von pflanzlichem Eiweiß etc. Diese Sitzungsberichte, CIV, 1886.

Mez C., I., Physiologische Bromeliaceenstudien, I. Jahrb. f. wiss. Bot., XL, 1904.

— II., *Bromeliaceae* in C. Decandolle, Monographiae Phanerogam., IX, Paris 1896.

Moore Sp., Journ. Linn. Soc., XXIX, 1892, cit. n. Czapek Fr., Biochemie, I. Bd., 1905, p. 558. Daselbst weitere Literatur.

Pfitzer E., Beiträge zur Kenntnis des Hautgewebes der Pflanzen, III. Jahrb. f. wiss. Bot., VIII, 1872.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Renner O., Beiträge zur Physik der Transpiration. Flora, C, 1910.

Richter P., Die Bromeliaceen, vergleichend anatomisch betrachtet. Inaug.-Diss., Berlin (Lübben) 1891.

Schimper A. F. W., I., Über Bau und Lebensweise der Epiphyten Indiens. Bot. Zentralbl., XVII, 1884.

— II., Botanische Mitteilungen aus den Tropen. I., 1888.

Strasburger E., Das botanische Praktikum. IV. Aufl., p. 149.

Tietze M., Physiologische Bromeliaceenstudien, II. Die Entwicklung der wasseraufnehmenden Bromeliaceentrichome. Zeitschr. f. Naturw. Halle. LXXVIII, 1906.

Westermaier M., Über Bau und Funktion des pflanzlichen Hautgewebesystems. Jahrb. f. wiss. Bot., XIV, 1884.

Wisselingh C. van, Mikrochemische Untersuchungen über die Zellwände der Fungi. Jahrb. f. wiss. Bot., XXXI, 1898.

Wittmack L., *Bromeliaceae* in Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfam., II., 4., Leipzig 1889.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Figurenerklärung.

Taf. I.

Fig. 1. *Bromelia fastuosa* Ldl. Epidermiszellen der Blattoberseite. Vergr. 1000.

Fig. 2. *Aregelia concentrica* Mez. Epidermiszellen der Blattoberseite; fast quadratisch; Wellung der Membran kaum angedeutet, Mittellamelle stark gewellt. *K* Kieselkörper. Vergr. 1000.

Fig. 3. *Nidularium Innocentii* Lem. Epidermis der Blattoberseite mit quer verlaufenden Cuticularfalten. Vergr. 1000.[1]

Fig. 4. — Fragment eines Kollodiumabdrucks der Epidermis, das System der Cuticularfalten zeigend. Vergr. 1000.[1]

Fig. 5. *Greigia sphacelata* Rgl. Oberseite der Epidermis. Vergr. 600. *K* Kieselkörper.

Fig. 6. — Dasselbe nach kurzer Einwirkung von konzentrierter H_2SO_4, das Gerüst der Mittellamellen zeigend, deren Wellung nunmehr hervortritt. Vergr. 600.

Fig. 7. *Aechmea coerulescens* Bak. Bruchstück eines mechanisch zerrissenen Schnittes; die Rißlinie folgt (am Bilde rechts) der im intakten Zustand nicht kenntlichen, gewellten Mittellamelle. Verg. 600.

Fig. 8. *Cryptanthus Beuckeri* Morr. Oberseitige, stark gewellte Epidermis; an den besonders stark verdickt erscheinenden Querwänden ist die Verschmelzung der Membranfalten deutlich erkennbar. Vergr. 1000.

Fig. 9. *Ananas* (*quadricolor* Hort.). Fragment der über einer Bastrippe gelegenen Epidermis der Blattunterseite; links unten nach Behandlung mit konzentrierter H_2SO_4, um den Verlauf der Mittellamelle zu zeigen. Vergr. 600.

Fig. 10. *Billbergia thyrsoidea* Rgl. Epidermis der Blattunterseite. Die verschmolzenen Falten haben Lücken in der Membran zurückgelassen. Mittellamelle nur stellenweise angedeutet erkennbar. Vergr. 1000.

Fig. 11. *Quesnelia roseo-marginata* Cerr. Mit kochendem Glyzerin isolierte Epidermis der Blattoberseite. Vergr. 1000.

Fig. 12. — Epidermis im intakten Verband mit dem Hypoderm. Vergr. 1000.

Taf. II.

Fig. 13. *Dyckia brevifolia* Bak. Spaltöffnungsapparat; die Nebenzellen verengen das äußere Ende der Atemhöhle. Vergr. 540.

Fig. 14. *Fascicularia pitcairniaefolia* Mez. Spaltöffnungsapparat mit doppeltem äußerem Hautgelenk. Vergr. 700.

[1] Infolge der Reproduktion sind die zarten Konturen der Cuticularfalten viel zu derb und hart ausgefallen. Dasselbe gilt für die Schichtung in Fig. 15.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Fig. 15. *Pourretia Achupalla* Lind. Wallartig vorspringende, überzählige Nebenzelle. Die stark ausgezogene Linie deutet den Verlauf der Cuticula an. Vergr. 700.

Fig. 16. *Canistrum auranliacum* Morr. Unter der Spaltöffnung eine Zellwucherung des ersten Hypodermalringes *(h)*. Verg. 700.

Fig. 17 und 18. — Erster, aus zwei Zellen bestehender Hypodermalring von der Fläche gesehen, Wucherungen und partielle Verschmelzung der Zellenden zeigend. Vergr. 700.

Fig. 19. *Aechmea glomerata* (Aut.?). Spaltöffnungsapparat. *n* Nebenzelle, *h* Zelle des ersten hypodermalen Zellringes; Zellenden nach oben umgebogen. *e* Epidermiszelle mit Kieselkörper *K*. Vergr. 400.

Fig. 20. — Dasselbe im Längsschnitte. Schließzelle nicht genau median getroffen. Vergr. 400.

Fig. 21. *Cryptanthus Beuckeri* Morr. Spaltöffnung von der Fläche. *l'* laterale Nebenzelle, deren die Schließzelle untergreifender Teil *(l)* eine mächtige Verdickung mit porenförmigen Lumen aufweist. *p'* polare Nebenzelle, *p* der die Schließzelle untergreifende Anteil derselben. Vergr. 1000.

Fig. 22. *Cryptanthus acaulis* Beer. Schließzelle und laterale Nebenzelle im Querschnitt. Buchstaben wie in voriger Figur. Vergr. 1000.

Fig. 23. *Aregelia concentrica* Mez. Die beiden, den ersten Hypodermalring bildenden Zellen von der Fläche. Vergr. 540.

Fig. 24. — Aus drei in der Mitte verwachsenen Zellen bestehender Hypodermalring. Vergr. 540.

Taf. III.

Fig. 25. *Quesnelia roseo-marginata* Cerr. Spaltöffnung mit darüber lagernder Trichomschuppe *(tr)*, von der ein in den Vorhof passender Membranpfropf ausgeht. Vergr. 1000.

Fig. 26. *Ananas quadricolor* Hort. Spaltöffnung im Querschnitt. Vergr. 790.

Fig. 27. — Spaltöffnung im Längsschnitt mit stark untergreifenden polaren Nebenzellen. *K* Kieselkörper. Vergr. 790.

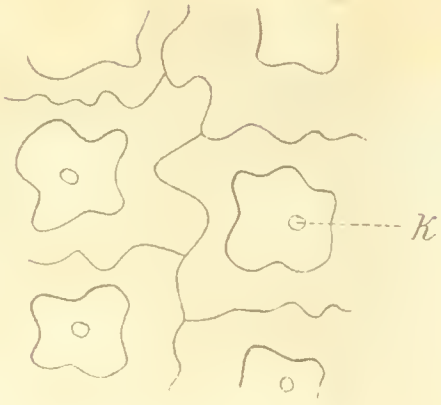
Fig. 28. *Hohenbergia polycephala* Mez. Schematisierter Blattquerschnitt. *h* Hautgewebe der Blattoberseite, *h'* dasselbe der Blattunterseite, *m* Mesophyll, *g* Gefäßbündel, *a* zentraler Atemkanal, *a'* von der Spaltöffnung ausgehender sekundärer Atemkanal, in den ersteren einmündend.

Fig. 29. *Aechmea Pinneliana* Bak. Durchlüftungsapparat im Querschnitt. Vergr. 120.

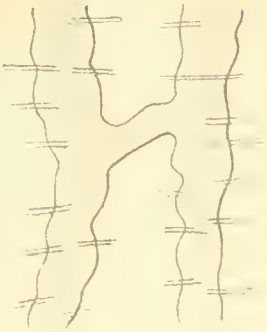
Fig. 30. *Aregelia Morreniana* Mez. Durchlüftungsapparat im Querschnitt. Vergr. 120.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

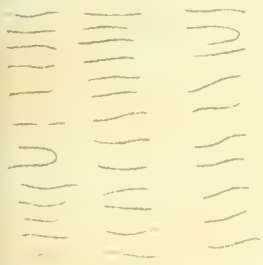
1



2

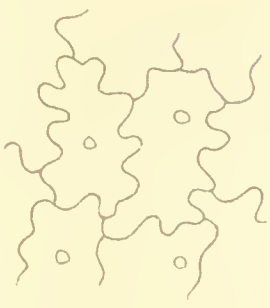


3



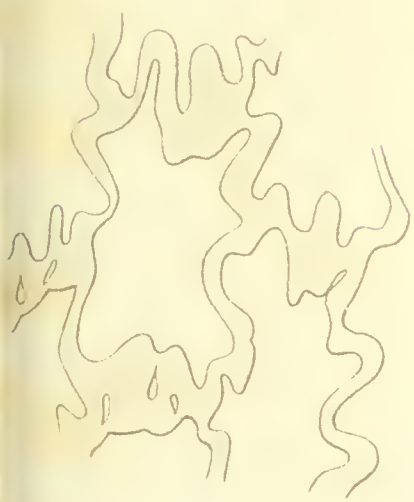
4

5



6

7

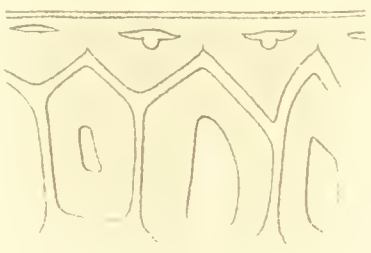


8

9

10

11

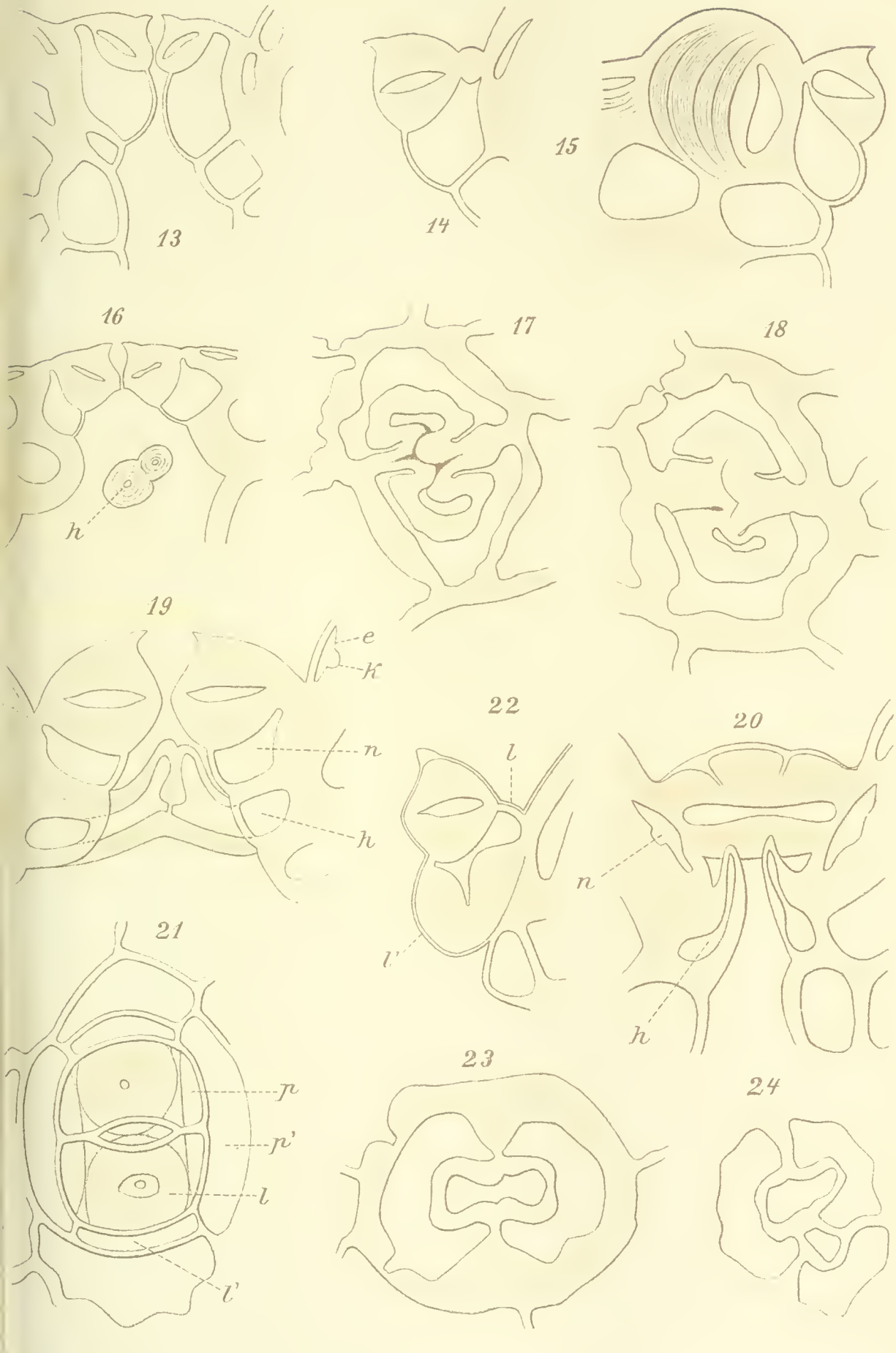


12

Autor del

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

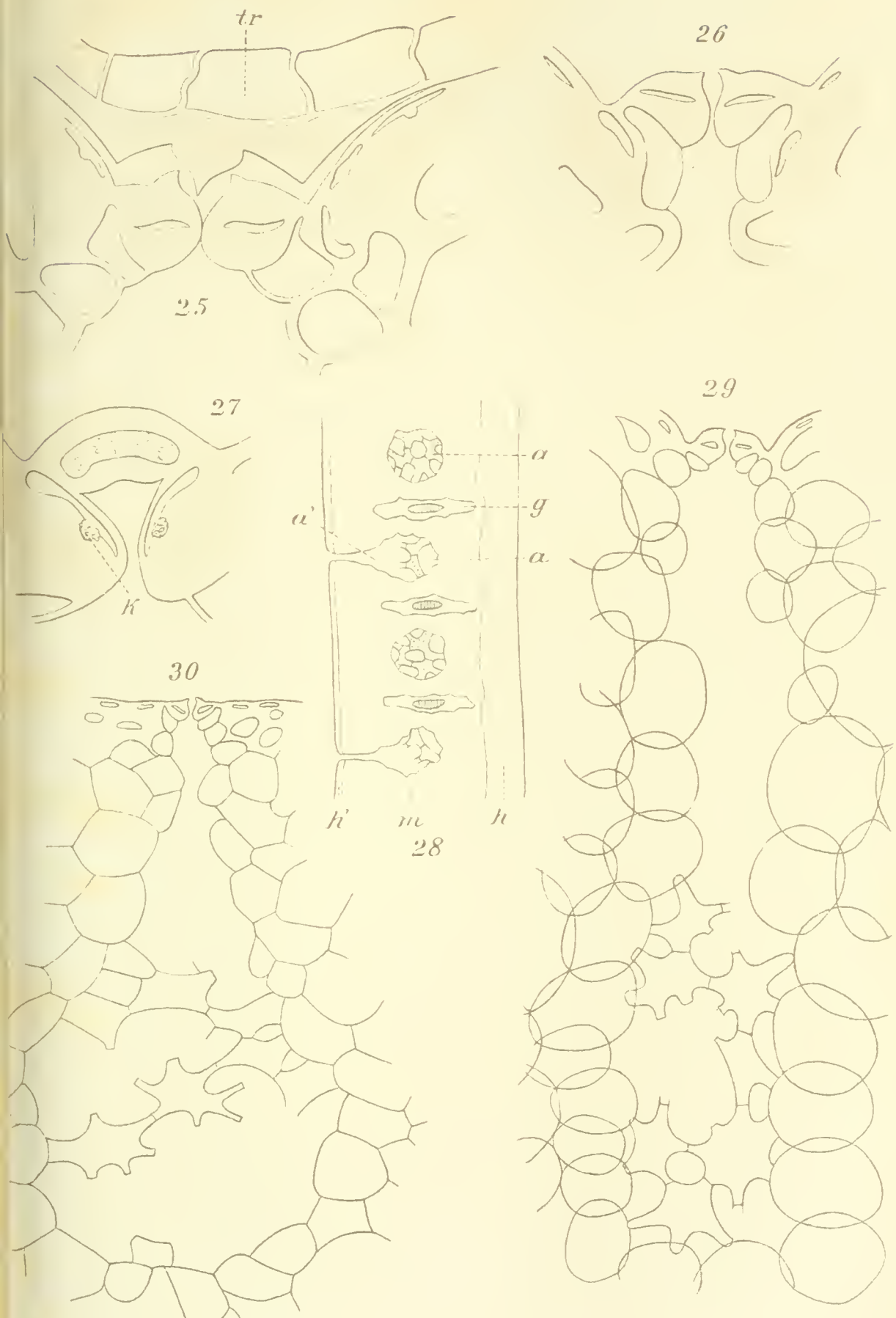
Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



Autor del

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



Autor del.